

文章编号: 0454-6296 (2000) 03-0318-09

近二十年来我国实验昆虫学的发展

钦俊德

(中国科学院动物研究所, 北京 100080)

摘要: 叙述了近二十年来我国实验昆虫学在以下 5 方面的研究进展: ①生殖和发育的激素调节, ②感觉作用和行为特化, ③扩散与迁飞, ④抗药性机理, ⑤免疫现象。

关键词: 生殖; 发育; 激素调节; 感觉作用; 行为特化; 扩散迁飞; 抗药性; 免疫

中图分类号: Q965 **文献标识码:** A

1979 年作者曾撰写《中国昆虫生理学三十年》^[1]和《中国昆虫毒理学、昆虫病理学三十年》^[2]以纪念新中国成立 30 周年, 迄今二十年过去了。这二十年是改革开放的二十年, 全国昆虫学工作者在改革开放的大好形势下, 奋发图强, 在实验昆虫学方面做了不少工作, 值此新中国成立 50 周年之际, 值得回顾已获得的成绩。于是立意写本文, 试图综述某些重要领域的进展, 讨论其现状和发展趋势, 希望尽快赶上世界发达国家的水平。

实验昆虫学是用实验方法来研究昆虫生命现象的基础科研领域, 包括昆虫生理学、昆虫生态学的实验部分、昆虫毒理学和昆虫病理学。近年来, 昆虫分类学也应用实验方法研究昆虫的系统发生和类群之间的亲缘关系, 以探索昆虫的进化途径。但国内这方面尚处于萌芽阶段, 暂不包括在本文之内。我国国家自然科学基金委员会在 1997 年发表的自然科学学科发展战略调研报告中, 在《动物科学》^[3]部分中很重视实验昆虫学的研究, 与益虫利用和害虫防治有关的生理学和其它基础生物学的研究一起, 并列为优先发展和资助的课题, 预期这方面的研究定能快速发展。

本文概述我国近二十年来实验昆虫学的发展, 仅选择一些重要而有显著进展的领域, 至于未能述及的部分并不意味其不够重要。今以如下的领域择要叙述: 1) 昆虫生殖和发育的激素调节; 2) 感觉作用和行为特化; 3) 扩散与迁飞; 4) 抗药性机理; 5) 免疫现象。

1 昆虫生殖和发育的激素调节

此领域的研究开始于 50 年代末期, 最初以东亚飞蝗、蓖麻蚕、粘虫等为实验材料。70 年代以后增添了七星瓢虫、棉铃虫、棉红铃虫、家蚕、玉米螟、家蝇、库蚊以及蜚蠊等, 范围显然扩大。

七星瓢虫 *Coccinella septempunctata* 是棉蚜的重要天敌, 为了害虫生物防治, 曾用蚜虫以外的不同饲料喂养。但此虫在食物不适宜时出现生殖滞育的现象。为了克服这一障碍, 研究了雌虫卵巢发育的激素调节控制, 特别是有关卵黄的发生规律。

卵黄蛋白(vitellin, Vt)是卵黄的主要组分,它的前体卵黄原蛋白(vitellogenin, Vg)主要是由脂肪体合成,分泌到血淋巴,然后被发育中的卵母细胞摄取,其分子经修饰加工形成Vt。在直翅目昆虫(如蝗虫)、蜚蠊等已证明,保幼激素(juvenile hormone, JH)对Vg的合成有调节作用^[4]。在双翅目昆虫如果蝇、麻蝇以及半翅目昆虫如大马利筋长蝽证明蜕皮素(ecdysone, MH)也参与Vg合成的调节^[5~7]。

对于七星瓢虫Vt,曾用电泳和免疫反应证明,脂肪体和血淋巴中具有与卵内Vt相同的蛋白带^[8]。七星瓢虫在食料适宜时,雌虫多数在羽化后4天血淋巴中出现Vg,10天后开始产卵。取食猪肝匀浆加蔗糖的人工饲料的雌虫,由于取食量仅为取食蚜虫的1/3或1/5,所以有些个体体内虽累积了足够的脂肪体,但卵巢发育缓慢,最后仅部分雌虫产下较少的卵^[9]。人工饲料中添加保幼激素类似物ZR512或以ZR512点滴雌虫体上能促进产卵,说明以人工饲料为食的雌虫,因体内JH含量低,影响脂肪体Vg的合成,卵巢发育缓慢,影响产卵。脂肪体的体外培养试验显示羽化后不同天数的脂肪体合成Vg的能力不同,卵巢成熟期Vg合成的速度最高,产卵后Vg合成的速度下降^[10]。

当龟纹瓢虫*Propylaea japonica*和异色瓢虫*Harmonia axyridis*取食雄蜂蛹粉时,同样见到卵黄出现迟,累积慢,产卵期长。在腹部点滴ZR512后卵巢发育加快,达到取食蚜虫时的水平^[11]。由此可见JH对这两种瓢虫的卵巢发育均有调控作用。这些试验说明,当JH水平低时便出现生殖滞育。但控制体内JH含量的因素以及MH对卵巢发育是否有影响,仍是一个尚未解决的问题。

蓖麻蚕*Philosamia cynthia ricini*的卵巢发育基本上在蛹期完成。如在化蛹后24 h内摘除脑,蛹卵巢便不能发育^[12],在无脑蛹中注射从家蚕头部提取并纯化的脑激素,每蛹含0.2~0.5蓖麻蚕单位,经18~20天卵巢发育可接近正常水平^[13]。如果在无前胸腺的蓖麻蚕蛹植入正常的脑后,则不能进行成虫特征的发育和分化。前胸腺分泌MH,试验结果表明脑激素和MH都是蓖麻蚕卵巢发育必需的因素。在亚洲玉米螟*Ostrinia furnicalis*末龄幼虫中,见到脑分泌的促前胸腺激素(PTTH)在血淋巴的滴度有两个高峰,由此来控制前胸腺合成和分泌MH^[14]。根据这些试验结果,可推断鳞翅目卵巢的发育,是受不同层次激素的调节控制的。在蓖麻蚕中,见到环核苷酸水平的变化和代谢密切相关^[15],当蓖麻蚕幼虫体内注射MH后,血淋巴和脑的环核苷酸水平迅速变化,说明由神经肽组成的脑激素,很可能是通过环核苷酸活化酶系的作用,使前胸腺分泌MH,由此促成生长和卵巢发育。

我国自70年代以来,在家蚕*Bombyx mori*见熟时添食MH,使蚕早熟营茧。80年代初期的试验表明,添食MH能提高家蚕后部丝腺谷丙转氨酶的活力^[16],并对丝蛋白合成的其它因素也有影响,其中最重要的是提高RNA的合成能力。但这种反应与MH的处理时间、剂量以及家蚕的品种有关^[17]。

用咪唑类物质如KK-42或抗-20诱导3眠蚕时,曾研究了促前胸腺激素、MH以及JH的影响。咽侧体活性的测定及KK-42与咽侧体体外培育的结果表明,KK-42作用于4龄前期时靶器首先是咽侧体,它合成JH活性的变化反馈到脑,使脑分泌PTTH,从而导致MH高峰的推迟。推迟的MH高峰与相对匮乏的JH共同作用的结果,引起化蛹蜕皮,产生了3眠蚕^[18]。另外的试验表明,蚕在4龄开始的48 h连续取食咪唑类物质抗-20,后丝腺RNA的合成升高,MH的合成推迟,4眠蚕可被诱导为3眠蚕并吐丝结茧^[19]。

家蝇 *Musca vicini* 分批产卵, 与雌蝇脂肪体、血淋巴和卵巢内 Vg 含量的变化有密切的相关性。卵母细胞从血淋巴摄取 Vg 与滤泡细胞间隙的开放有关, JH 对此有促进作用^[20]。卵巢的周期性发育是受卵巢中抑制激素的调节, 这种激素与脑分泌的卵发育神经激素 (egg development neuro-secretory hormone, EDNH) 有拮抗作用, 但其中的关系比较复杂, 值得进一步研究^[21]。

观察了东亚飞蝗 *Locusta manilensis* 跳蝻精巢在体内和体外培养下, MH 和 JH 对精子形成的影响, 见到精子的形成需要有 MH 和一种血淋巴因子的作用^[22]。

2 感觉作用与行为特化

二十年来, 对昆虫感觉研究得最多的是嗅觉和味觉, 其次是视觉。这是因为从 70 年代以来开展了对昆虫性信息素、两性引诱以及对寄主植物选择等问题的探索。除了对感觉器官形态的观察外, 还进行电生理的测试。比较重要的结果有通过对玉米螟雄蛾 EAG 的测试, 查明我国除新疆以外的大部分地区为害玉米的是亚洲玉米螟 *Ostrinia furnicalis*, 而非欧洲玉米螟 *Ostrinia nubilalis*。因为前者雌蛾分泌顺-和反-12-十四碳烯醇乙酸酯, 而后的性信息素为顺-和反-11-十四碳烯醇乙酸酯^[23], 它们对雄蛾的引诱性不同。棉铃虫雄蛾触角毛形感器对性信息素的组分与类似物的反应, 曾用单细胞电位变化来测定过^[24], 见到对组分顺-11-十六碳烯醛释放大脉冲, 对顺-9-十六碳烯醛释放小脉冲, 前者是棉铃虫性信息素系统的主要组分。单细胞反应灵敏度高, 是一般 EAG 反应测定所不及的。用同样的方法测定了蓖麻蚕雄蛾触角毛形感器对性信息素的不同组分的反应, 证明感器中存在两种不同类型的嗅觉感受细胞^[25]。在蜚类中, 见到哈氏器不同部分的感觉毛对挥发性物质的刺激有敏感专一性的反应, 并证明性信息素的主要成分是 2,6-二氯酚^[26]。蚜虫和寄生蜂对植物挥发性物质的反应中, 见到大豆蚜 *Aphis glycines* 萜烯衍生物的感受部位在触角第 6 节原生感器上, 而萜烯烃类则在第 5 节原生感器上, 两原生感器都对绿叶气味和芳香类物质起嗅觉反应^[27]。

化学感觉细胞对非挥发性物质的反应是味觉反应。曾研究了川楝素对粘虫 *Mythimna separata* 下颚瘤状体栓锥感器诱发的反应。由肌醇或蔗糖引起的发放峰可因与川楝素溶液接触而受到抑制, 经冲洗或过一定时间后自行恢复。进一步提高川楝素浓度可使感器的反应完全或不可逆地丧失^[28,29]。

蓼二醛对大菜粉蝶 *Pieris brassicae* 幼虫下颚外颚叶中央栓锥感器内感觉细胞有激发作用, 但对侧边栓锥感器的细胞无激发作用, 由此可见味觉感受细胞之间的分工^[30]。

褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 及其同类雌雄成虫依靠腹部的振动, 带动胸腹连接处摩擦发声造成固体介质转递的鸣声, 以作为交配前的通讯手段^[31]。

对于昆虫视觉感器, 研究了飞蝗、蛱蝶和萤火虫复眼的功能^[32~34], 也研究了某些害虫幼虫感光细胞的结构和功能。例如棉铃虫幼虫的小网膜细胞, 其内含的色素颗粒、内质网、多泡体和多片层体, 在昼夜光周期不同阶段有显著的变化^[35]。

昆虫感觉器官的功能及其周期性变化, 与昆虫行为的特化有密切的关系。在嗅觉方面, 对信息素的化学结构和生理活性, 以及昆虫对它们的选择性反应, 充分表达了这种关系。在单细胞的电生理反应中, 棉铃虫、蓖麻蚕、柞蚕和多音天蚕均表明它们的嗅觉细胞功能上有分化, 对信息素的不同成分敏感程度不同。昆虫与脊椎动物的感觉神经生理相同, 具有跨

纤维传导型(across fiber patterning)的特点,以不同神经纤维间特定的信号组合作为密码向神经中枢传导,因而能准确识别气味释放者个体^[36]。除了对种内雌雄异性的识别外,对寄主植物的挥发性成分,也以类似的机制识别适宜的寄主,从而表现于行为的差异。嗅觉仪的测试表明,玉米螟寄生蜂螟长距茧蜂 *Macrocentrus linearis* 对植物挥发性物质的反应中,雌蜂可为寄主喜食的植物如玉米、棉花的气味所吸引。但只有对受玉米螟伤害过的植物能明显地引起产卵管的刺探行为,即使玉米螟不存在时仍能引起这种行为,可见长距茧蜂有十分精确而专一的嗅觉反应^[37]。

3 扩散与迁飞

昆虫有发达的运动器官,为了觅食、寻找配偶和逃避天敌,常用不同的运动方式改变自身在生境中的位置,短距离的移动称为扩散,长距离有一定方向性的移动,并限于成虫期的称为迁飞。我国的迁飞昆虫,除早有观察研究的飞蝗外,近二十年研究得较多的有粘虫、地老虎 *Agrotis* spp.、稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis*、褐飞虱、白背飞虱 *Sagebella furcifera*、蚜虫 *Aphis* spp. 等^[38]。扩散除了成虫的飞行外,也包括幼虫的爬行,由此增加了个体间的平均距离。这种活动是昆虫中常有的,害虫为害的范围,一般决定于扩散的程度。反之,在利用害虫天敌防治害虫,它们的效益也决定于它们扩散的能力。

二十年来,我国害虫生物防治有了很大的发展,人工培养和释放害虫的天敌如赤眼蜂 *Trichogramma* spp.、平腹小蜂 *Anastatus* sp.、啮小蜂 *Tetratichus schoenobii* 等^[39]。培养和释放的结果表明不同种类的赤眼蜂,其扩散的能力不同。在广州,甘蔗螟赤眼蜂在 20℃ 以下的活动以爬行为主,温度较高时依靠飞行。从放蜂点以圆形向外扩散,有效半径为 17 m,以 10 m 以内防治效果最佳。玉米螟赤眼蜂 *T. ostriniae* 在放蜂点 50~100 m 范围内可控制玉米螟为害。松毛虫赤眼蜂 *T. dendrolimi* 在棉田扩散距离为 70 m,以 25 m 内的防治效果最佳。螟黄赤眼蜂 *T. chilonis* 在棉田的扩散距离为 25 m,风向和风速有显著影响^[40]。

广东自 80 年代初期,松突圆蚧 *Hemiberlesia pitysophila* 为害松林,传播扩散迅速,到 90 年代中期有 80 万公顷松林受害。90 年代中期从日本冲绳引进进花角蚜小蜂 *Coccobius azumai*,对这种介壳虫显示很好的防治效果。见到这种蚜小蜂在林间不断向四周呈辐射状扩散。初期一年扩散距离为 170 m,两年增加到 370 m,基本上能与松突圆蚧保持同步,成为一种有效的防治因素^[41]。

粘虫、稻纵卷叶螟等害虫在我国北方不能越冬,每年必须从南方向北方迁飞。为了确定它们的迁飞现象,曾采用置点观察以及释放和回收标记个体的办法,来确定它们的来源和迁飞路线。试验结果表明它们和飞蝗不同,没有固定的虫源基地,而是逐代逐区季节性往返迁飞的昆虫^[42]。曾对迁飞雌蛾卵巢发育情况以及光照、温度及食物的变化进行了观察,见到稻纵卷叶螟春夏北迁主要由高温引起,秋季南迁主要由短日照引起^[43]。但对于迁飞昆虫什么时候起飞、在空中飞行和以后降落的具体情况很难了解。

80 年代我国与英、澳、美等国共同发展了雷达昆虫学,揭示了昆虫在迁飞过程中的行为特征及其与大气结构和运动的关系^[44]。这一进展无论在理论上和应用上都具有前所未有的地位。

4 抗药性机理

70 年代以来,我国重点研究抗药性机理的害虫种类,除蚊、蝇、蜚蠊等医学昆虫以外,农业昆虫有棉铃虫、小菜蛾、蚜虫等。所使用的杀虫药剂,从 70 年代开始,对蚊、蝇和其它害虫使用有机磷,以此作为室内滞留喷洒和处理幼虫滋生地;在田间用来防治农业害虫,还使用氨基甲酸酯类杀虫药剂。从 80 年代初引进拟除虫菊酯杀虫药剂。此外还有使用已久的苏云金杆菌的 δ -内毒素,国外对这些杀虫药剂的毒理和抗药性的研究进展已总结在《杀虫药剂分子毒理学及昆虫抗药性》^[45]和有关文献综述中^[46]。

杀螟环(又称易卫杀)是仿生农药沙蚕毒类化合物中一种新型杀虫剂,它的作用机理与其它神经毒剂有所不同。它对黑胸大蠊 *Periplaneta fuliginosa* 神经突触传递的作用,是抑制兴奋性突触后电位,表明它能降低突触后膜对 ACh 的敏感性,成为 AChR 的占领者。这样的独特机制对研究神经毒剂的杀虫作用有实用意义。在当前许多害虫抗药性严重发生的情况下,轮换使用不同毒理机制是延缓、克服抗药性的对策之一^[47]。但蜚蠊 AChR 是对烟碱敏感的 N 型受体,使用此药剂进行防治是否含有同一类型 AChR 是一个值得研究的问题。

延缓或克服抗药性的其它方法有使用增效剂和杀虫剂轮用等方法。增效剂 Sv,对抗敌百虫家蝇有明显提高敌百虫的作用,并延缓抗性的发展。试验表明,表皮穿透性的降低和体内解毒作用的增强是造成抗性的主要因素,而增效磷有提高表皮穿透性的作用^[48]。轮用杀虫剂的一个典型例子是,马拉硫磷和敌百虫混用和交替使用,在实验室处理淡色库蚊 *Culex pipiens palens*,见到可延缓抗药性的发展,并证明羧酸酯酶活力的提高,是引起此种蚊虫提高对这两种杀虫药剂抗性的主要原因^[49]。

酯酶基因的扩增,对提高羧酸酯酶的活力非常重要。曾应用脉冲电场凝胶电泳,从北京和美国加州抗有机磷杀虫剂的库蚊复合品系,分离出一条 49 kb 的酯酶基因扩增片段,可能是一个完整的扩增单元,也是迄今分离出最大的一条昆虫酯酶基因扩增片段^[50]。

由于拟除虫菊酯杀虫剂的高效低毒和广谱性,广泛地用于植物保护和卫生保健。随着应用范围的扩大,抗药性问题越来越突出。因此,研究其抗药性机理,采取措施进行抗药性治理成为当务之急。家蝇对二氯苯醚菊酯产生抗性的原因之一是氧化代谢的增强,多功能氧化酶和酯酶活性的提高, Mg^{2+} -ATP 酶活力的增加;表皮穿透性的降低,是造成家蝇对拟除虫菊酯抗性的原因^[51]。但拟除虫菊酯是神经轴突毒剂,分子含有不对称的碳原子,因而存在不同的光学异构体,不同异构体的药效不同,抗性水平和发展速度也不同。含异构体单一的药剂抗性发展快,交互抗性水平高。不同异构体组成的拟除虫菊酯抗性形成的机制复杂,但普遍认为神经敏感性的变化是抗性主要机制之一^[52]。曾研究了氯氰菊酯异构体对黑胸大蠊神经钠通道的调节作用,结果证明顺或反异构体作用于钠通道,先使其开放,然后抑制。出现钠尾电流,表明有更多数量的钠通道处于开放状态。反式异构体可阻滞迟缓钾通道,并降低钾电流 I_k 的峰值^[53]。

苏云金杆菌(Bt) δ -内毒素对昆虫的作用机制,与上述的化学杀虫剂完全不同。这种毒素进入昆虫消化道后,必须先溶解,然后经活化,与靶标部位结合。这个靶标部位被认为是中肠上皮细胞刷缘状膜的小泡(BBMV)。结合过程很重要,但仅为整个反应的一部分。Cry

毒素与中肠糖蛋白受体结合，而 Cyt 毒素结合的部位是不饱和磷脂。随后毒素分子插入质膜形成微孔道，使离子和小分子物质渗入。这些微孔因渗透而增大，最终细胞破裂^[54]。

对 Bt 形成抗性的昆虫种类迄今已有十数种。在野外仅有小菜蛾 *Plutella xylostella* 对 Bt 显示有抗性。造成抗性的原因被认为 Bt 毒素与中肠 BBMV 的结合力下降，以及 Bt 毒素在中肠的活化作用降低或作用部位结合后的敏感度降低等。我国对这方面的研究起步较晚，今仅有应用 NIP 标记 CryIAc 毒素，并测定它与小菜蛾 BBMV 的亲合力^[56]，以及 Bt 毒素降解对棉铃虫杀虫毒力的影响^[56]等工作。

害虫的抗药性是化学防治中的一个重要问题。为了确定抗药性的出现和发展，非常需要有适宜的监测方法。这方面工作有相当长的历史，并积累起不少的经验。自拟除虫菊酯广泛应用以来，害虫的抗药性问题达到前所未有的严重程度。以点滴法为主的生测技术和以毒力回归线为基本尺度的标准方法，已不能适应抗性治理的需要。因此，害虫抗性的监测在目的和技术上有了很大的发展，其中包括在一定的用药情况下抗药性发展速度和程度，测定和区分抗药性的基因型，推荐延缓抗性发展和适宜的农药品种，及检验抗性治理对策的效果等。在技术上要求迅速准确，特别着重以个体为单位的测定。例如，对棉蚜使用滤纸法检测对有机磷杀虫剂的抗性^[56,57]，对棉铃虫有抗药性基因频率的测定^[58]，以及对抗药性的一般治理^[59]。普及和提高害虫抗药性的检测，无疑有助于克服使用药剂过度而引起的环境污染。

5 免疫现象

昆虫免疫现象表现于细胞免疫和体液免疫两个方面。体液免疫是对外来细菌感染和其它因素的干扰而产生的有抗菌活性的血淋巴蛋白。细胞免疫是由血细胞中的免疫细胞介导，产生吞噬作用、结节形成和包被作用，并按入侵异物的类别、大小和数量而有不同的表现。在结节形成和包被反应中，颗粒细胞首先脱颗粒，继而引起浆细胞粘附到异物上，由此形成结节或包被。为了了解颗粒细胞脱颗粒后释出物的成分和特性，曾对亚洲玉米螟中这种细胞粘附因子进行了研究^[60]。见到血细胞裂解液被昆布多糖或低浓度钙离子激活后，能粘附浆细胞，使浆细胞伸展。经分析，裂解液的粘附因子为一种分子量 64 kD 的蛋白质。以同样方法在血浆中纯化一种与血浆凝固有关的蛋白质，分子量为 390 kD，它可引起浆细胞的聚集，可能是一种血浆凝固原。

对不同种类的金龟幼虫血细胞防卫反应的试验中，观察到昆虫种类不相同血细胞反应的方式也不相同^[61]，亚洲玉米螟 5 龄幼虫体内注入大肠杆菌或苏云金杆菌后，见到颗粒细胞吞噬作用，还可与浆细胞共同形成结节。这种结节存在于脂肪体表面^[62]。

对体液免疫研究得较多的昆虫种类有鳞翅目的柞蚕、蓖麻蚕和家蚕^[62~65]，对蜚蠊目研究了美洲蜚蠊^[66]。这种免疫反应表现于诱导源不具有专一性，生成的抗体成分有广谱的抗菌活性。对于病毒是否也有免疫活性是一个问题。家蚕中肠型脓瘤的病原体是质多角体病毒 (CPV)。对于家蚕添食或注射聚肌胞核苷酸 (Poly1: C) 或注射 2', 5'-寡腺苷酸 (2', 5'-P3A3)，可以提高对这种病毒的抵抗力，使发病指数降低 40% ~ 50%。说明家蚕有这些物质所引起的体液免疫反应，能抵御这种病毒的感染^[67]。

最突出的昆虫免疫现象是 90 年代发现的某些寄生蜂，在产卵时向寄主昆虫体内引入多分

DNA 病毒抑制寄主的免疫作用。姬蜂科的 *Campoplex sonorensis* 雌蜂输卵管萼细胞中, 有共生的多分 DNA 病毒基因组结构能合成阻碍寄主免疫系统的病毒蛋白, 并影响寄主的生长和行为^[68]。我国棉铃虫的天敌齿唇姬蜂 *C. chloridea* 是北方的一个优势寄生蜂种, 对它共生的多分 DNA 病毒与棉铃虫的关系, 很值得研究。

参 考 文 献 (References)

- [1] 钦俊德. 中国昆虫生理学三十年. 昆虫学报, 1979, 22 (3): 241~248
- [2] 钦俊德. 中国昆虫毒理学、昆虫病理学三十年. 昆虫学报, 1979, 22 (3): 249~256
- [3] 国家自然科学基金委员会. 自然科学学科发展战略报告: 动物科学. 北京: 科学出版社, 1997
- [4] 郭 鄂. 东亚飞蝗生殖期及去势情况下咽侧体的比较观察. 昆虫学报, 1958, 8 (4): 355~360
- [5] Postlethwait J H, Handler A M. The role of juvenile hormone and 20-hydroxyecdysone during vitellogenesis in isolated abdomen of *Drosophila melanogaster*. J. Insect Physiol., 1979, 25: 455~460
- [6] Hubrechts R, deLoof A. Induction of vitellogenin synthesis in male *Sarcophaga bullata* by ecdysterone. J. Insect Physiol., 1977, 23: 1 359~1 362
- [7] Rankin M A, Jackle H. Hormonal control of vitellogenin synthesis in *Oncopeltus fasciatus*. J. Insect Physiol., 1980, 26: 675~684
- [8] 龚 和, 张建中, 翟启慧. 七星瓢虫卵黄蛋白的理化性质. 昆虫学报, 1982, 25 (1): 9~15
- [9] 龚 和, 翟启慧, 魏定义等. 七星瓢虫的卵黄发生: 卵黄原蛋白的发生和取食代饲料的影响. 昆虫学报, 1980, 23 (3): 252~259
- [10] 翟启慧, 关雪辰, 陈娥英等. 七星瓢虫的卵黄发生: 脂肪体与卵巢中卵黄原蛋白的合成与分泌. 昆虫学报, 1985, 28 (4): 362~368
- [11] 沈志成, 胡 萃, 龚 和. 取食雄蜂蛹粉对龟纹瓢虫和异色瓢虫卵黄发生的影响. 昆虫学报, 1992, 35 (3): 273~278
- [12] 郭 鄂, 潘承湘. 脑及前胸腺对蓖麻蚕成虫特征与生殖腺发育的作用. 动物学报, 1964, 16 (2): 175~185
- [13] 魏定义, 郭 鄂. 外源蜕皮激素对蓖麻蚕蛹发育的效应. 昆虫学报, 1985, 28 (4): 257~361
- [14] 郭素堂, 刘瑞林, 蒋容静等. 亚洲玉米螟老龄幼虫促前胸腺激素与蜕皮甾类激素滴度的变化. 昆虫学报, 1992, 35 (1): 15~21
- [15] 罗 马, 许廷森. β -蜕皮素对蓖麻蚕环核苷酸水平的影响. 昆虫学报, 1985, 28 (2): 129~134
- [16] 李 瑞, 戴玉锦, 朱 江. 蜕皮激素对家蚕后部丝腺谷氨酸-丙氨酸转氨酶活力的影响. 昆虫学报, 1984, 27 (1): 1~7
- [17] 戴玉锦, 李 瑞, 张裕清. 蜕皮激素与丝蛋白合成: 植源性蜕皮激素对家蚕后部丝腺核酸代谢的影响. 昆虫学报, 1985, 28 (1): 8~14
- [18] 吴金美, 吴载德, 徐俊良等. 三眠蚕诱导剂咪唑类物质 KK-42 对桑蚕内分泌系统的作用. 昆虫学报, 1991, 34 (3): 278~283
- [19] 林 浩, 陈淡贞, 朱湘雄等. 抗-20 诱导的三眠蚕后丝腺 RNA 聚合酶和 RNA 的合成. 昆虫学报, 1991, 34 (4): 385~390
- [20] 龚 和, 邱 威, 郑文惠. 家蝇卵巢摄取卵黄蛋白的机理. 昆虫学报, 1994, 37 (1): 8~15
- [21] 李乾君, 龚 和. 抗卵激素对家蝇卵巢周期性发育的调控. 昆虫学报, 1995, 38 (4): 393~401
- [22] 王 健, 钟香臣. 体内体外培养下飞蝗雄性生殖细胞的分化. 昆虫学报, 1994, 37 (1): 1~7
- [23] 任自立. 玉米螟触角电位反应的专一性. 昆虫学报, 1985, 28 (4): 447~449
- [24] 吴才宏. 棉铃虫雄蛾触角的毛形感器对性信息素组分及类似物的反应. 昆虫学报, 1993, 36 (4): 385~389
- [25] 吴才宏, 刘启渊. 蓖麻蚕雄蛾触角的嗅觉感受细胞对性信息素各组分反应. 昆虫学报, 1996, 29 (2): 121~125
- [26] 李冠民, 张之同, 姜在阶. 银盾革螨的中肠上皮变化与血餐消化. 昆虫学报, 1992, 35 (4): 428~433
- [27] 杜永均, 严福顺, 唐 觉. 大豆蚜触角嗅觉感器结构及其功能. 昆虫学报, 1995, 38 (1): 1~7

- [28] 施玉梁, 王文萍, 廖春燕等. 川楝素抑制粘虫幼虫化学感受器诱发峰的观察. 昆虫学报, 1986, 29 (3): 233~238
- [29] 罗林儿, 廖春燕, 周培爱. 川楝素对粘虫幼虫拒食作用的电生理学研究. 昆虫学报, 1989, 32 (3): 257~262
- [30] 严福顺, L. M. Schoonhoven. 大菜粉蝶幼虫外颞叶味觉感器对萹二醛的电生理反应. 昆虫学报, 1993, 36 (1): 1~7
- [31] 张志涛, 傅强, 陈伟等. 影响稻褐飞虱声诱集的若干因素. 昆虫学报, 1995, 38 (2): 166~172
- [32] 吴卫国, G. A. Horridge. 飞蝗复眼生理和结构上的节律变化. 昆虫学报, 1988, 31 (4): 341~345
- [33] 陈德茂. 小苎麻赤蛱蝶复眼的紫外光敏感性. 昆虫学报, 1987, 30 (4): 353~358
- [34] 吴卫国, 王谷岩, 冯春华等. 北京萤火虫复眼的显微结构及其光学特性. 昆虫学报, 1982, 25 (3): 260~263
- [35] 李少南, 常玉珍. 棉铃虫幼虫小网膜细胞对光暗的反应. 昆虫学报, 1992, 35 (4): 434~437
- [36] Schoonhoven L M. What makes caterpillar eat? The sensory code underlying feeding behavior. In: Chapman R F, Bernays E A, Stoffobano T G eds. Chemoreception and Behavior. New York: Springer-Verlag, 1987. 69~97
- [37] 邱鸿贵, 何丽芬, 沈伯均等. 螟长距茧蜂对植物挥发物质的行为反应. 昆虫学报, 1989, 32 (2): 129~135
- [38] 陈若麓等. 迁飞昆虫学. 北京: 农业出版社, 1989
- [39] 蒲蛰龙主编. 害虫防治的原理与方法 (第二版). 北京: 科学出版社, 1984
- [40] 张青文, 王立和, 杨淑霞等. 螟黄赤眼蜂在棉田的有效扩散距离及其影响因素的研究. 昆虫学报, 1998, 41 (增): 68~75
- [41] 谢国林, 潘务耀, 唐子颖等. 花角蚜小蜂对松突圆蚧的控制效能及其稳定作用的评估. 昆虫学报, 1997, 40 (2): 135~144
- [42] 张孝羲, 陆自强, 耿济国等. 稻纵卷叶螟迁飞途径的研究. 昆虫学报, 1980, 23 (2): 130~140
- [43] 吴进才. 光照、温度及食物的变化对稻纵卷叶螟迁飞的效应. 昆虫学报, 1985, 28 (4): 398~405
- [44] 翟保平. 追踪天使——雷达昆虫学 30 年. 昆虫学报, 1999, 42 (3): 315~326
- [45] 冷欣夫, 唐振华, 王荫长. 杀虫剂分子毒理学及昆虫抗药性. 北京: 中国农业出版社, 1996
- [46] 翟启慧. 昆虫分子生物学的一些进展: 杀虫剂抗性的分子基础. 昆虫学报, 1995, 38 (4): 493~501
- [47] 刘安西, 陈叙龙, 尚稚珍. 杀虫环对黑胸大蠊神经突触传递的阻遏作用. 昆虫学报, 1985, 28 (4): 375~381
- [48] He F Q, Feng G L, Sun Y Q. Dipterex resistance in the housefly and the synergic mechanism of SV1 in relation to penetration through cuticle. Entomologia Sinica, 1994, 1 (1): 48~52
- [49] 唐振华, 黎云根. 马拉硫磷和敌百虫混用和轮用的研究: 淡色库蚊的酯酶同功酶与抗性的关系. 昆虫学报, 1985, 28 (2): 135~141
- [50] Qiao C L. Studies of esterase gene amplification in organophosphate resistant *Culex pipiens* complex from America and China. Entomologia Sinica, 1996, 3 (2): 165~171
- [51] 孙耘芹, 袁家珪, 李晶等. 家蝇对拟除虫菊酯农药的抗性机制. 昆虫学报, 1990, 33 (3): 265~273
- [52] 张文吉, 钱洪, 程会文等. 不同光学异构体组成的氯氰菊酯对敏感及抗性家蝇的神经电生理学研究. 昆虫学报, 1995, 38 (3): 257~265
- [53] 刘安西, 宁黔冀, 陈叙龙等. 氯氰菊酯异构体对黑胸大蠊神经钠钾通道的调制作用. 昆虫学报, 1990, 33 (1): 1~6
- [54] 张继红, 王琛柱, 钦俊德. 苏云金芽孢杆菌内毒素的杀虫机理及其增效途径. 昆虫学报, 1998, 41 (3): 323~332
- [55] Li J H, Akhurst R, Yu Z N. Binding assay of *Bacillus thuringiensis* Cry1Ac insecticidal crystal proteins in diamondback moth. Entomologia Sinica, 1998, 5 (4): 350~354
- [56] Zhang J H, Wang C Z, Xiang X F *et al.* Effect of dissolution and degradation of *Bacillus thuringiensis* parasporal crystals on toxicity to cotton bollworm. Entomologia Sinica, 1997, 4 (4): 357~363
- [57] Feng G L, Li M, He F Q *et al.* Using filter paper test for detecting inhibitory frequency of organophosphate to esterases in cotton aphids, *Aphis gossypii* (Glover). Entomologia Sinica, 1996, 3 (1): 70~79
- [58] Qiao C L, Yan Y C. Single *Helicoverpa armigera* test to determine insecticide resistance genotype frequency. Entomologia Sinica, 1998, 5 (4): 350~354
- [59] 沈晋良, 吴益东. 棉铃虫抗药性及其治理. 北京: 中国农业出版社, 1995
- [60] 程振衡, 王瑞工. 亚洲玉米螟免疫细胞中一种细胞粘附因子的研究. 昆虫学报, 1996, 39 (2): 113~120
- [61] 杨明华. 金龟幼虫血细胞的防卫反应. 昆虫学报, 1981, 24 (4): 367~371

- [62] 梁子才, 程振衡. 亚洲玉米螟幼虫血淋巴的免疫反应. 昆虫学报, 1991, 34 (2): 141~145
- [63] 祁国荣等. 超声波诱导柞蚕蛹血淋巴产生抗菌物质. 科学通报, 1983, 28 (10): 622~624
- [64] 屈贤铭, 李士云, 吴克佐等. 大肠杆菌及聚肌胞核苷酸对柞蚕、家蚕蛹诱导产生溶菌酶、抗菌肽及凝集素的动力学. 昆虫学报, 1985, 28 (1): 1~7
- [65] 屈贤铭, 祁国荣, 黄自然. 注射大肠杆菌或超声波诱导家蚕及蓖麻蚕产生抗菌物质的比较研究. 昆虫学报, 1984, 27 (3): 275~279
- [66] 张 然, 陈廉生, 张宗炳. 蜚蠊灭菌肽的诱导及初步分离分析. 昆虫学报, 1990, 33 (1): 7~13
- [67] 钟文彪等. 聚肌胞核苷酸及2', 5'-寡腺苷酸诱导家蚕对细胞质多角体病毒抑制作用的研究. 科学通报, 1982, 33 (12): 219~224
- [68] Shelby K S, Webb B A. Polydnavirus-mediated suppression of insect immunity. J. Insect Physiol., 1999, 45 (5): 507~514

Progress of experimental entomology in China

QIN Jun-de

(Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China)

Abstract: Progress achieved in the past two decades is reviewed in terms of following 5 aspects: ①endocrine regulation of reproduction and development, ②sensory functions and behavioral specialization, ③dispersal and migration, ④mechanism of insecticide resistance, and ⑤insect immunity. Reproductive diapause in 3 species of lady beetles due to deficiency in feeding on artificial diets, was partly mended by adding JH analogue ZR512 into the diets, which would promote vitellogenesis and ovary development. In eri silkworm it was found that both PTTH from the brain and ecdysone secreted by prothoracic glands were indispensable for normal development of the ovaries in pupal stage. In *Bombyx mori*, it was revealed that addition of phylogenous ecdysone into the food would promote RNA synthesis in the silk gland. The induction of trimolters by applying imidazole compounds such as KK-42 to the 3rd instar larvae of tetramolters, was investigated in the light of the altered action between corpora allata and PTTH secretion in the brain. Delay of MH peak and deficiency of JH were regarded as the cause resulting in trimolter formation. Progress in the studies on sensory function of chemical and visual receptors was achieved in the application of sex pheromones and plant secondary substances for pest control and to unveil the effect of periodic light change on behavioral response. Dispersal capacity of natural enemies of pest insects was studied for biological control, and migration of some mobile insects such as the moths of armyworm and rice leaf roller was studied to reveal the cause of their seasonal occurrence and damages to crops in different regions of the country. The resistance of some medical and agricultural insects to organic phosphorus and pyrethroid insecticides related to gene amplification and changes in sensitivity of the neural target sites to the insecticides, has been investigated and confirmatory results have been obtained. Due attention has been paid to insect immunity in relation to their organic adaptation to harsh environmental elements.

Key words: reproduction; development; endocrine regulation; sensory function; behavioral specialization; dispersal; migration; insecticide resistance; insect immunity